Caldasia 22 (2): 299-315

CLAVE ILUSTRADA PARA LA IDENTIFICACIÓN DE GÉNEROS DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) DE COLOMBIA

CLAUDIA ALEJANDRA MEDINA

Apartado 26127, Cali, Colombia. camu@uniweb.net.co

ALEJANDRO LOPERA-TORO

Apartado 120118, Bogotá, Colombia. aloperat@cable.net.co.

RESUMEN

En Colombia los escarabajos coprófagos de la subfamilia Scarabaeinae están representados por aproximadamente 34 géneros y 380 especies. A pesar de que este grupo de insectos está siendo objeto de múltiples estudios ecológicos en el país, no se cuenta con literatura apropiada para la identificación de los taxones incluidos. Este trabajo presenta una clave ilustrada para la identificación de los géneros de escarabajos coprófagos presentes en Colombia.

Palabras Claves: Clave Ilustrada, Colombia, Escarabajos coprófagos, Identificación, Scarabeinae.

ABSTRACT

In Colombia the dung beetles of the subfamily Scarabaeinae are represented by approximately 34 genera and 380 species. Although this group of insects is the subject of numerous ecological studies in Colombia, there is no appropriate literature for the identification of the included taxa. An illustrated key for the identification of the genera of dung beetles known from Colombia is presented.

Key words: Colombia, Dung Beetles, Identification, Illustrated Key, Scarabeinae.

INTRODUCCIÓN

Los escarabajos coprófagos Scarabaeinae están representados en América por 71 géneros y aproximadamente 1267 especies (Cambefort 1991), distribuidos desde Argentina hasta Canadá. Son bien conocidos en algunos países tropicales de América como Panamá (Howden & Young 1981), Costa Rica (Howden & Gill 1987, Solís 1994), y México (Morón 1984, Halffter et al. 1992; Favila & Díaz 1997). Algunos trabajos aislados incluyen los escarabajos coprófagos de Guatemala (Howden & Gill 1993, Cano 1998), Venezuela (Gill 1990, Martínez & Clavijo 1990) y Colombia (Escobar & Medina 1996). Colombia presenta una alta riqueza de especies en este grupo de escarabajos. Hasta el momento se han registrado 35 géneros y aproximadamente 380 especies (C. A. Medina, datos sin publicar), número alto en comparación con otros países tropicales y subtropicales como Panamá, Costa Rica y México, que sólo presentan entre 110 y 130 especies (Howden & Young 1981, Morón 1984, Solís 1994).

Las diferentes estrategias de vida de este grupo de insectos, así como la facilidad de los métodos de captura, han motivado diversos estudios en el campo del comportamiento (Halffter & Matthews

1966, Halffter & Edmonds 1982) y ecología (Hanski & Cambefort 1991). Actualmente muchas de las investigaciones con este grupo de insectos, se han enfocado hacia el campo de la Biología de Conservación. Es así como estos escarabajos se están usando como herramientas para el monitoreo de áreas prioritarias para la conservación, lo que ha generado un gran auge en la investigación con este grupo de escarabajos. Recientemente se han realizado, en Colombia, múltiples trabajos de grado (Escobar 1994, Lopera 1996, Quintero 1998, Camacho 1999) y diferentes tipos de investigaciones (Medina & Kattan 1996, Amat et al. 1997, Escobar 1997, Amézquita et al. 1999, Castellanos et al. 1999) relacionados con el grupo. A pesar de la importancia y necesidad de este tipo de estudios, poco esfuerzo ha sido dedicado al conocimiento taxonómico de los escarabajos coprófagos de Colombia y muchos trabajos presentan deficiencias por falta de una buena identificación del material colectado. Desde el trabajo de Escobar & Medina (1996) el número de géneros escarabajos coprófagos de Colombia ha aumentado en 10% y el número de especies se ha incrementado en un 54% (C.A. Medina, datos sin publicar). Sin embargo, este porcentaje está siendo subestimado a razón de la gran proporción de morfoespecies sin identificación específica y el gran número de especies no descritas.

En el presente trabajo se presenta una clave para la identificación de los géneros de Scarabaeinae de Colombia. Este trabajo pretende contribuir al conocimiento taxonómico del grupo en Colombia y con ello motivar y apoyar un mayor número de investigaciones sobre la biología y ecología de los escarabajos coprófagos.

MATERIAL EXAMINADO

La elaboración de esta clave se apoyó en material de colectas de diferentes proyectos en que han participado los autores, así como en material en préstamo, donaciones y visitas a diferentes colecciones dentro y fuera del país. Las colecciones estudiadas fueron las siguientes: la colección personal de Bruce Gill, Ottawa, Canadá (CBG); la Colección de Insectos del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia (ICN-MHN); la Colección de Insectos del Instituto Alexander Von Humboldt, Villa de Leyva, Colombia (IAVH), La Colección de Insectos del Instituto Nacional de Biodiversidad, San José, Costa Rica (INBio), el Museo de Insectos de la Universidad del Valle, Cali, Colombia (MUV), el Museo Canadiense de la Naturaleza, Aylmer, Canadá (MCN) y la Colección de Insectos de la Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia (PUJ).

Géneros de la subfamilia Scarabaeinae presentes en Colombia

Hasta el momento se han registrado las siguientes géneros de escarabajos coprófagos en Colombia. El género *Deltorhinum* se conoce solamente por un espécimen coleccionado en la isla de Tierra Bomba, departamento de Bolívar.

SCARABAEIDAE

Scarabaeinae

Coprini
Copris Muller, 1764

Dichotomiini
Anomiopus Westwood, 1842
Ateuchus Weber, 1801
Bdelyrus Harold, 1869
Canthidium Erichson, 1847
Deltorhinum Harold, 1867
Dichotomius Hope, 1838
Gromphas Brullé, 1834
Oruscatus Bates, 1870
Ontherus Erichson, 1847
Pedaridium Harold, 1868
Scatimus Erichson, 1847
Scatonomus Erichson, 1835
Trichillum Harold, 1868
Uroxys Westwood, 1842

Phanaeini
Coprophanaeus Olsoufieff, 1924
Dendropaemon Perty, 1830
Diabroctis Gistel, 1857

Homalotarsus Janssens, 1932
Oxysternon Laporte, 1840
Phanaeus MacLeay, 1819
Sulcophanaeus Olsoufieff, 1924

Eurysternini
Eurysternus Dalman, 1824

Onthophagini
Onthophagus Latreille, 1802

Canthonini
Agamopus Bates, 1887
Anisocanthon Martinez & Pereira, 1956
Canthon Hoffmannsegg, 1817
Canthonella Chapin, 1930
Cryptocanthon Balthasar, 1942
Deltochilum Eschscholtz, 1822
Hansreia Halffter & Martínez, 1977
Malagoniella Martínez, 1961
Pseudocanthon Bates, 1887
Scybalocanthon Martínez, 1948
Sylvicanthon Halffter & Martínez, 1977

Clave para la identificación de los géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia

1. a. Escutelo visible dorsalmente entre la base de los élitros (Figura 1a) 2

b. Escutelo no visible entre la base de los élitros 3

2. a. Clípeo entero o apenas sinuado, sin dientes marcados, cuerpo alargado y de forma rectangular, superficie dorsal del cuerpo de textura rugosa con puntos gruesos y en la mayoría de los casos con muchas vellosidades en el pronoto y élitros . . . . ***Eurysternus***

b. Clípeo dividido; con dos dientes bien marcados y pelos en la base de los dientes. Cuerpo ovalado y robusto. . . . . ***Malagoniella***

3. a. Tibias medias y posteriores de forma triangular; dilatadas apicalmente o anchas y aplanadas (Figura 1c). Algunas especies de ***Cryptocanthon*** pueden presentar las tibias un poco dilatadas apicalmente, pero en este caso, las tibias son alargadas 4

b. Tibias medias y posteriores delgadas, alargadas y poco dilatadas apicalmente (Figura 1b) 26

4. a. Tibia anterior con cuatro dientes en su margen externo (Figura 1d). Tarso basal de la pata posterior alargado y no expandido apicalmente; tan largo como el espolón de la tibia . . . . ***Onthophagus***

b. Tibia anterior con tres o cuatro dientes en su margen externo (Figura 1e), si tiene cuatro dientes, el tarso basal de la pata posterior se encuentra expandido apicalmente 5

5. a. Segmento basal de la maza antenal cóncavo recibiendo completamente los otros segmentos (Figura 2a,b) 6

b. Primer segmento de la maza de la antena no envuelve los siguientes segmentos de la antena, o máximo solo el primero (Figura 2c), o con antenas lameladas (Figura 2d) 12

6. a. Tarsos medios y posteriores con 5 segmentos. Hembras con tarsos anteriores ausentes y presentes 7

b. Tarsos medios y posteriores con dos o tres segmentos (Figura 3a), clípeo con dos dientes en la parte media. Hembras con tarsos anteriores siempre ausentes. Cuerpo generalmente robusto y dorsalmente aplanado . . . . ***Dendropaemon***

7. a. Superficie dorsal de la tibia y tarso posterior cubierta de gránulos setíferos. Escarabajos de color verde opaco metálico . . . . ***Homalotarsus***

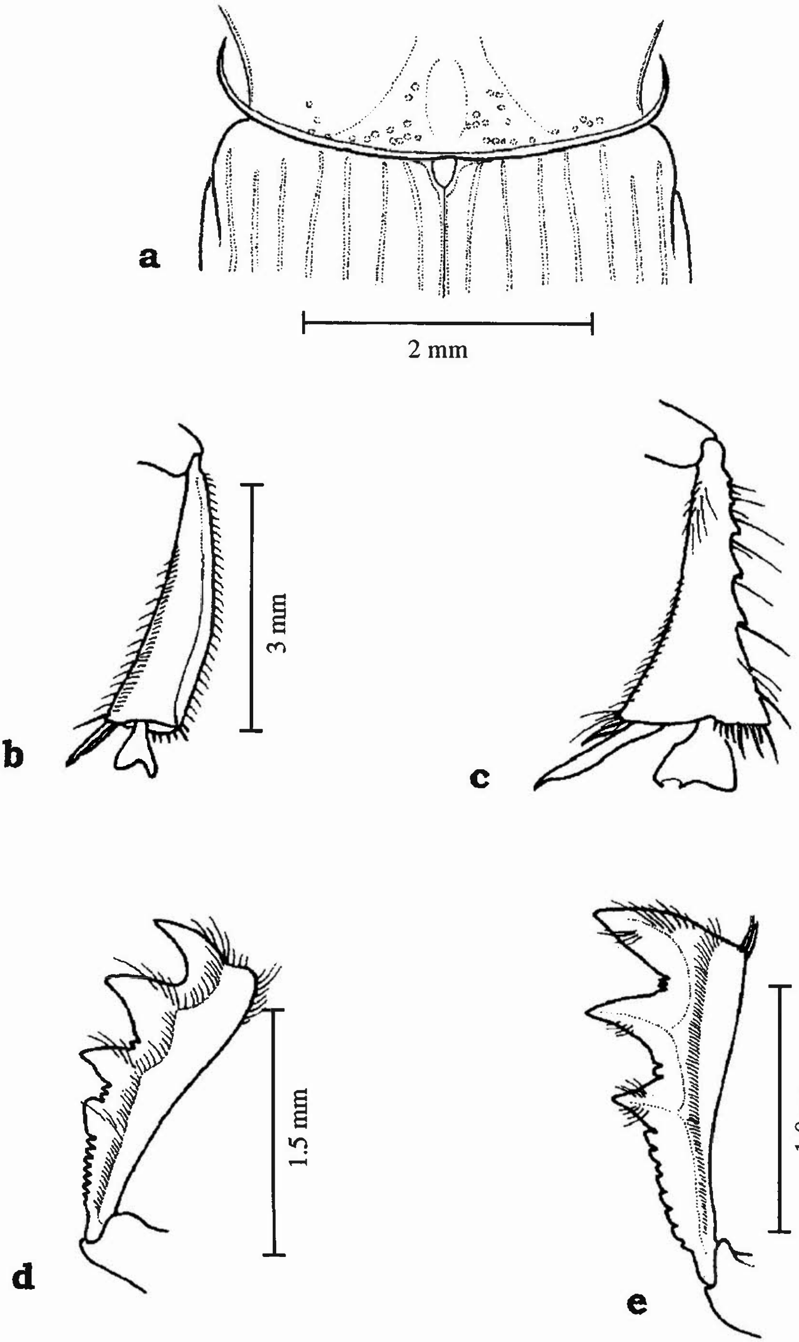

Figura 1. a. Vista dorsal del escutelo de *Eurysternus caribaeus* Herbst. **b.** Tibia media de *Canthon cyanellus sallaei* Harold. **c.** Tibia media de *Dichotomius satanas* Harold. **d**. Tibia anterior de *Onthophagus marginicollis* Harold. **e.** Tibia anterior de *Malagoniella astyanax* Olivier.

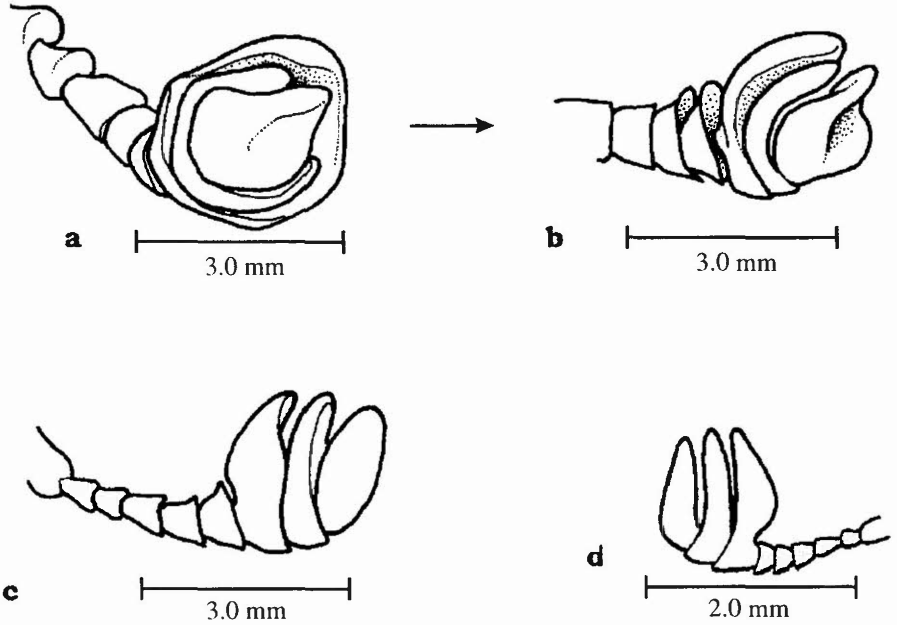

Figura 2. Antena de *Oxysternon conspicillatum* (Weber), **a.** Vista frontal **b.** Vista lateral. **c.** Vista lateral de la antena de *Gromphas aeroginosa* Perty. **d.** Vista lateral de la antena de *Canthon cyanellus sallaei* Harold.

b. Superficie dorsal de la tibia glabra o con pelos pequeños no en gránulos. Color del cuerpo variable 8

8. a. Margen anterior del clípeo con dos dientes agudos (Figura 3b). Cuerpo robusto, generalmente de color oscuro con visos metálicos en el pronoto. . . . . ***Coprophanaeus***

b. Clípeo de forma variable, sin dientes agudos 9

9. a. Cabeza de la hembra en vista dorsal con dos carinas transversas bien marcadas; la más posterior se extiende entre los ojos y usualmente presenta tres tubérculos. En los machos esta carina es seguida de cuernos y otras protuberancias entre los ojos (Figura 3c). Borde externo de la tibia posterior con una fuerte cresta oblicua (Figura 3d). Especies de gran tamaño y usualmente de color verde metálico . . . . ***Diabroctis***

b. Cabeza de la hembra con una carina simple (Figura 3e), puede presentar tres tubérculos, o con pequeños tubérculos entre los ojos. Cabeza de los machos con cuerno y sin carina. Coloración variable 10

10. a. Borde anterior del metaesterno prolongado como una espina larga y aguda, extendiéndose entre las coxas anteriores (Figura 3f) . . . . ***Oxysternon***

b. Borde anterior del metaesterno distinto, sin forma de espina 11

11. a. Margen externo y lateral del pronoto abruptamente sinuado; borde anterior del pronoto no interrumpido detrás del ojo (Figura 4a) . . . . ***Sulcophanaeus***

Margen externo y lateral del pronoto no como el anterior; borde anterior del pronoto interrumpido detrás del ojo (Figura 4b) . . . . ***Phanaeus***

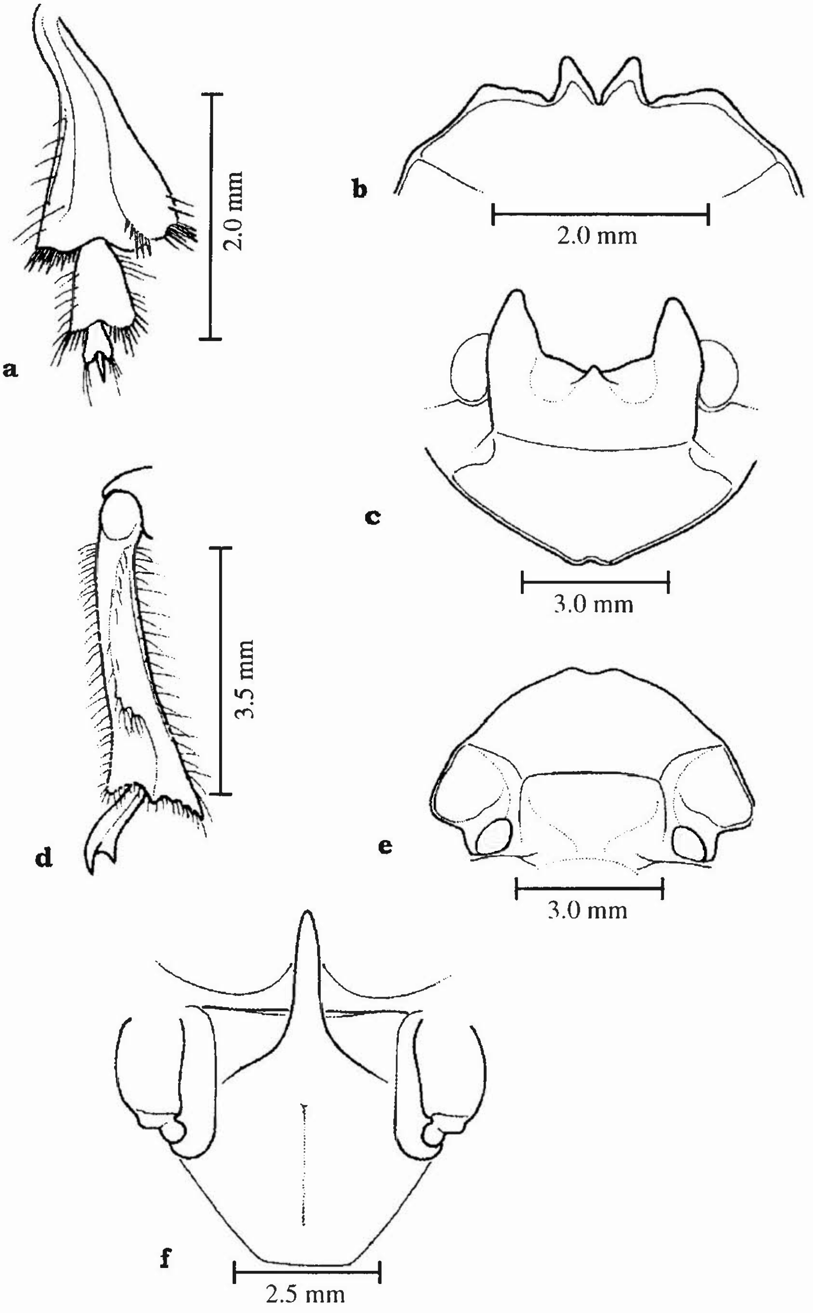

Figura 3. a. Tibia y tarsos medios de *Dendropaemon waterhousi* Luederwaldt. **b.** Clípeo de *Coprophanaeus telamon* Erichson. **c.** Vista frontal de la cabeza de *Diabroctis cadmus* Harold. (macho). **d.** Borde externo de la pata posterior de *D. cadmus* Harold. **e.** Vista dorsal de la cabeza de *Oxysternon conspicillatum* (Weber). **f.** Espina del metaesterno de *Oxysternon conspicillatum* (Weber).

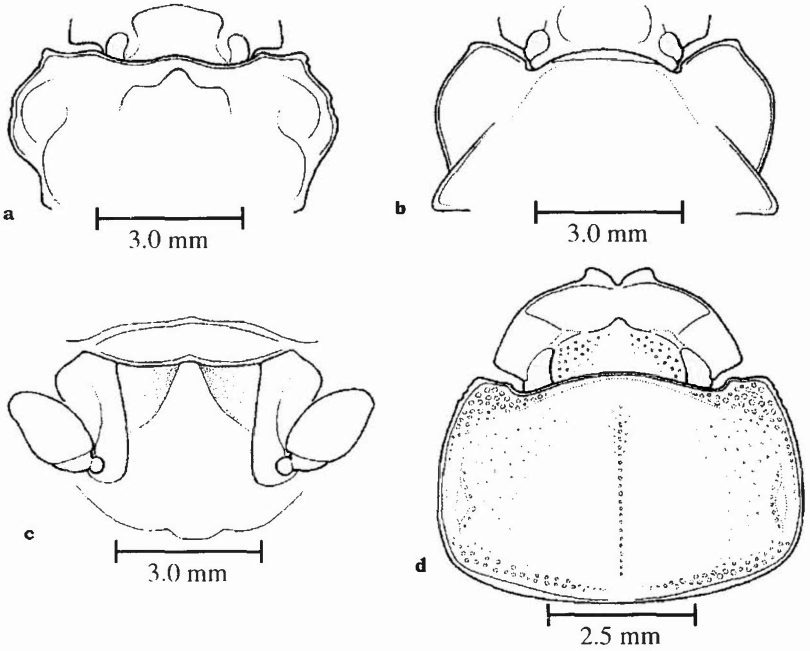

Figura 4. a. Vista dorsal del pronoto de *Sulcophanaeus velutinus* Murray. **b.** Vista dorsal del pronoto de *Phanaeus pyrois* Bates. **c.** Detalle del mesoesterno acuminado de *Gromphas aeroginosa* Perty. **d.** Vista dorsal de la cabeza y pronoto de *Copris incertus* Say.

12. a. Maza antenal cóncava, no lamelada (Figura 2c). 13

b. Maza antenal lamelada, con las lamelas mas o menos alargadas (Figura 2d). 14

13. a. Metaesterno en su parte anterior (entre las mesocoxas) acuminado, formando un relieve (Figura 4c) . . . . *Gromphas*

b. Metaesterno lobiforme en vista lateral o no como el anterior . . . . *Oruscatus*

14. a. Elitros con 9 estrías (a menudo se presenta una décima en la epipleura. Sutura longitudinal en el medio del pronoto fuertemente desarrollada (Figura 4d) . . . . *Copris*

a. Elitros con 7 u 8 estrías (a menudo se presenta una novena en la epipleura). Sutura en el medio del pronoto ausente. 15

15. a. Superficie dorsal del cuerpo con vellosidades largas en la cabeza, pronoto y élitros 16

b. Superficie dorsal del cuerpo sin vellosidades, si presentan vellosidades estas no son largas, ni abundantes 17

16. a. Margen posterior de la epipleura se estrecha gradualmente (Figura 5a). Superficie dorsal del cuerpo con vellosidades y puntos gruesos que dan apariencia rugosa y opaca. Ultimo segmento abdominal expandido en la parte media . . . . *Pedaridium*

b. Margen posterior de la epipleura se estrecha abruptamente en la región posterior (Figura 5b). Superficie dorsal del cuerpo cubierta de vellosidades, brillante y sin puntos gruesos entre las vellosidades. . . . . *Trichillum*

17. a. Epipleura con octava estría elitral incompleta (Figura 5c). Tarsos medios y posteriores aplanados. Clípeo sin dientes marcados. Cuerpo de forma ovalado y alargado ..... ***Bdelyrus***

b. Octava estría elitral completa (Figura 5d) 18

18. a. Tarsos medios y posteriores fuertemente reducidos y sin uñas .... ***Deltorhinum***

b. Tarsos medios y posteriores normales o levemente reducidos, con uñas............ 19

19. a. Ultimo segmento abdominal ensanchado; de mayor tamaño que los otros segmentos (Figura 5e). Cuerpo de forma rectangular. Patas medias y posteriores cortas y robustas .... ***Anomiopus***

b. Ultimo segmento abdominal no ensanchado; de igual o casi igual tamaño al resto de los segmentos (Figura 5f) 20

20. a. Segmento basal del tarso posterior alargado dos veces el segundo, y poco dilatado apicalmente (Figura 6a). Mesoesterno reducido (Figura 6b). Cuerpo dorsalmente liso y brillante .... ***Canthidium***

b. Primer segmento del tarso posterior triangular, de igual o casi igual tamaño a los otros tarsos (Figura 6c). Mesoesterno no reducido (Figura 6d) 21

21. a. Fóvea lateral del pronoto notoria, alargada; con fila de puntos y/o con un surco longitudinal (Figura 6e) 22

b. Fóvea lateral del pronoto redondeada, en algunos casos poco notoria (Figura 6f).... 23

22. a. Fóvea lateral del pronoto alargada con un surco longitudinal (Figura 6e). Cabeza sin carina transversal entre los ojos. Cuerpo generalmente alargado. Especies pequeñas y medianas; generalmente de coloración oscura brillante...................... ***Uroxys***

b. Fóvea lateral del pronoto formada por una área de puntos (Figura 7a). Cabeza con carina transversal entre los ojos, clípeo con dientes, ojos amplios en vista dorsal (Figura 7b). Elitros fuertemente convexos. Especies pequeñas de color oscuro o café .... ***Scatimus***

23. a. Clípeo rugoso; y/o con puntos notorios (Figura 7c)......................... 24

b. Clípeo liso o con puntos no muy marcados y separados (Figura 7d), cuerpo liso y brillante 25

24. a. Coxa de la pata trasera situada en el extremo posterior, con una fuerte reducción central en los segmentos abdominales (Figura 7e), Coxas medias separadas por una distancia menor que el ancho del fémur medio .... ***Ontherus***

b. Coxa de la pata trasera en posición anterior; con seis segmentos abdominales fácilmente identificables (Figura 7f), coxas medias separadas por una distancia mayor al ancho fémur medio.............. ***Dichotomius***

25. a. Clípeo estrecho con dos dientes agudos centrales (Figura 8a). Pronoto fuertemente convexo .... ***Scatonomus***

b. Clípeo amplio sin dientes marcados. Borde anterior del pronoto con un reborde o fila de puntos bien marcados. Cuerpo convexo. Especies de color oscuro y brillante (Figura 8b) .... ***Ateuchus***

26. a. Ojos reducidos; no visibles en la cara dorsal de la cabeza (Figura 8c). Borde lateral del élitro con quilla marcada y epipleura ancha (Figura 8d), en algunas especies las tibias medias y posteriores pueden ser amplias posteriormente .... ***Cryptocanthon***

b. Ojos amplios o estrechos, siempre visibles en la cara dorsal de la cabeza 27

27. a. Pigidio con profundo surco transverso (Figura 8e). .... ***Agamopus***

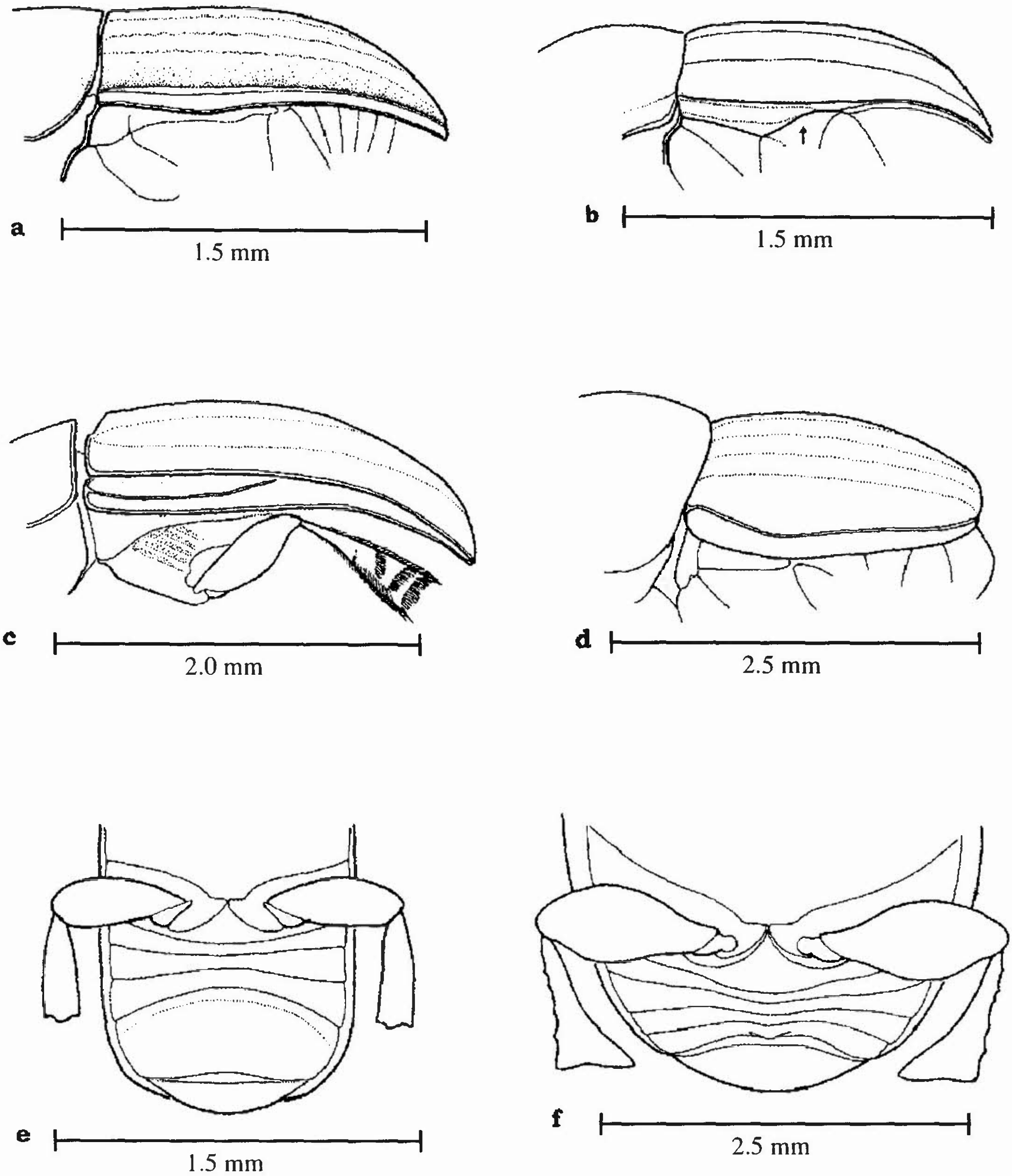

Figura 5. a.- d. Vista lateral de epipleura y élitros **a.** *Pedaridium* sp. **b.** *Trichillum* sp. **c.** *Bdelyrus laplanadae* Cook. **d.** *Canthidium funebre* Balthasar. **e.** Detalle de los segmentos abdominales de *Aenomiopus panamensis* Paulian (vista ventral). **f.** Detalle de los segmentos abdominales de *Canthidium* sp. (vista ventral).

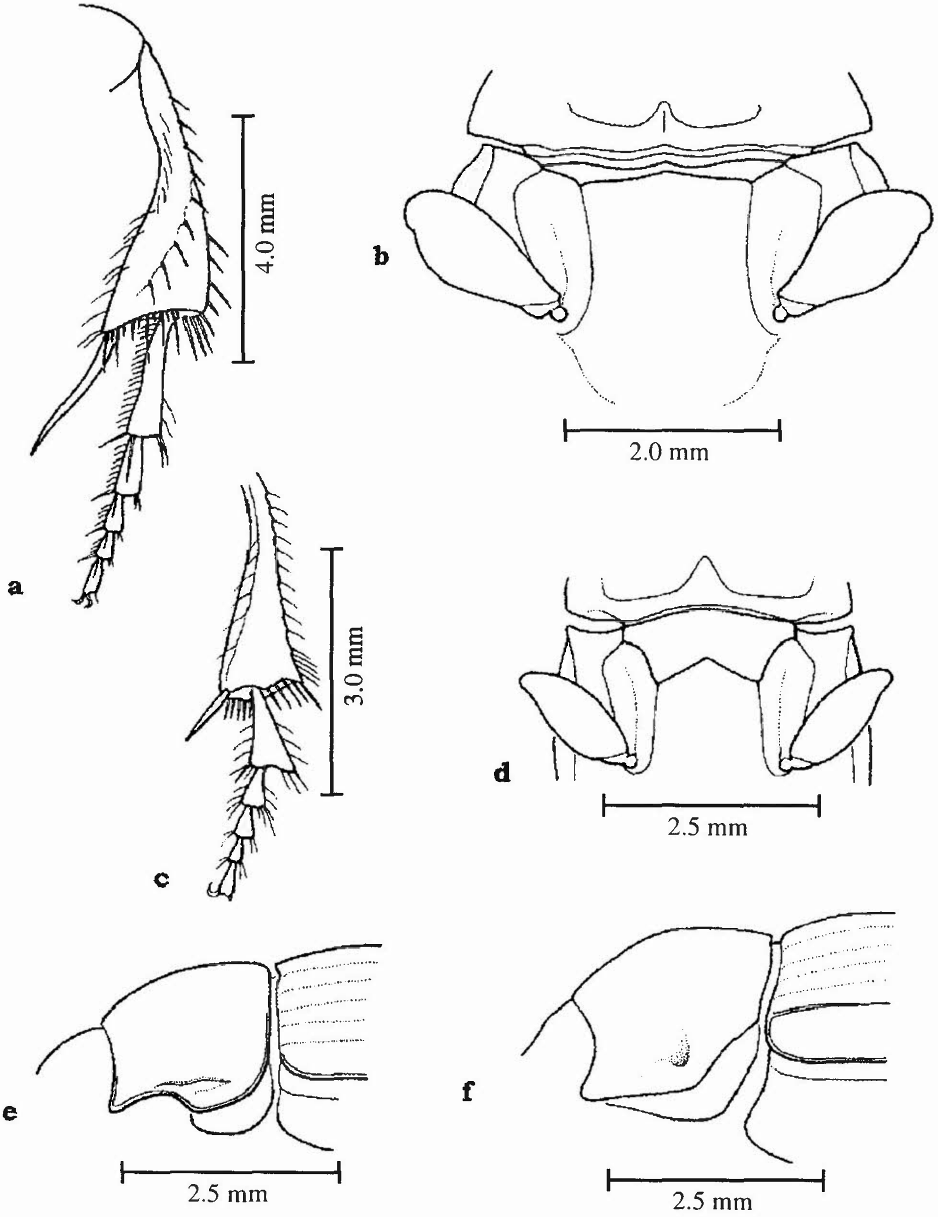

Figura 6. a. Detalle de la tibia y tarsos posteriores de *Canthidium gerstaeckeri* Harold. **b.** Mesoesterno de *C. gerstaeckeri* Harold (vista ventral). **c.** Detalle de la tibia y tarsos de *Dichotomius* sp. **d.** Mesoesterno de *Uroxys caucanus* Arrow. **e.** Vista lateral del pronoto de *U. caucanus* Arrow. **f.** Vista lateral del pronoto de *Dichotomius satanas* Harold.

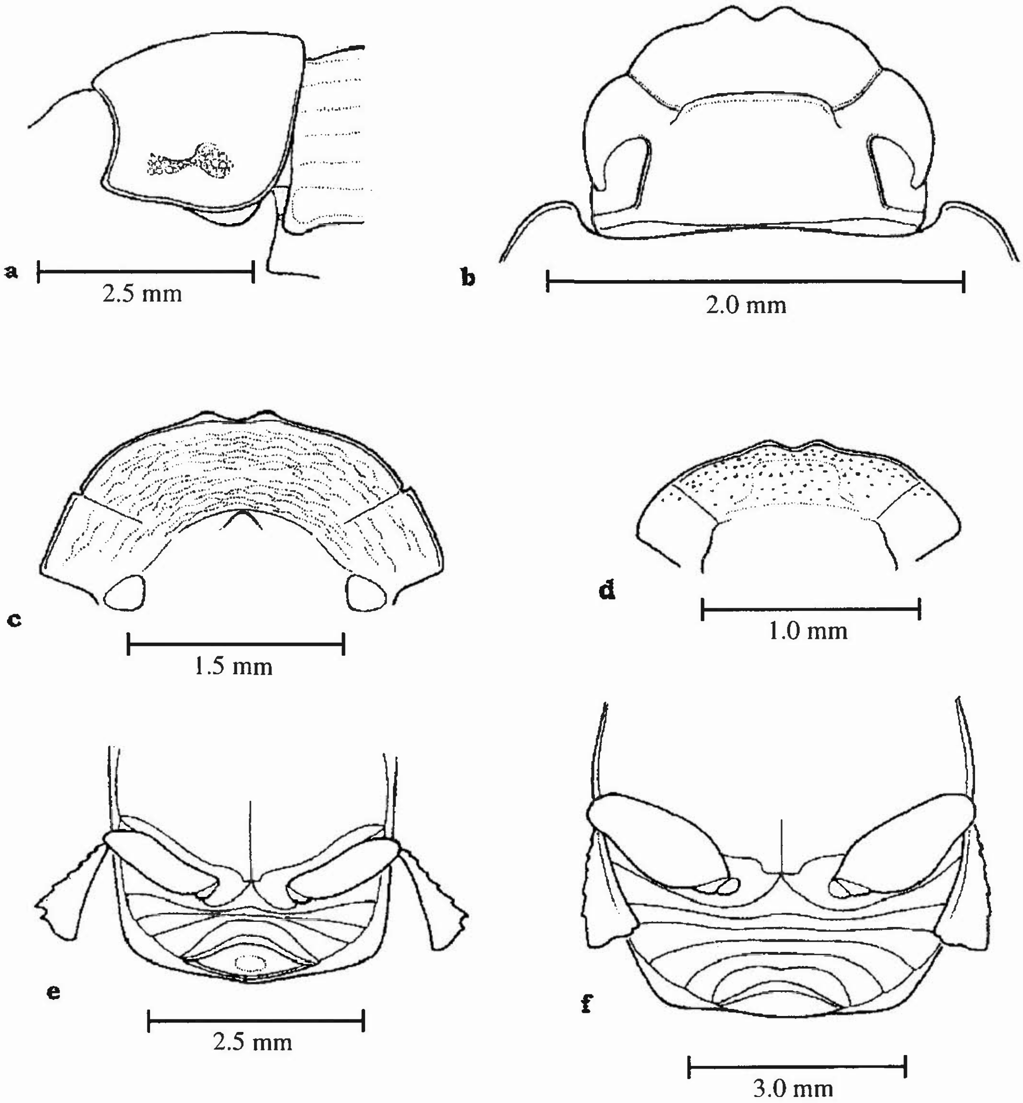

Figura 7. a. Vista lateral del pronoto de *Scatimus* sp. **b.** Cabeza de *Scatimus* sp. **c.** Detalle del clípeo de *Ontherus compressicornis* Luederwaldt. **d.** Detalle del clípeo de *Ateuchus* sp. **e.** Vista ventral del abdomen y coxas posteriores de *O. compressicornis* Luederwaldt. **f.** Vista ventral del abdomen y coxas posteriores de *Dichotomius mamillatus* Felsche.

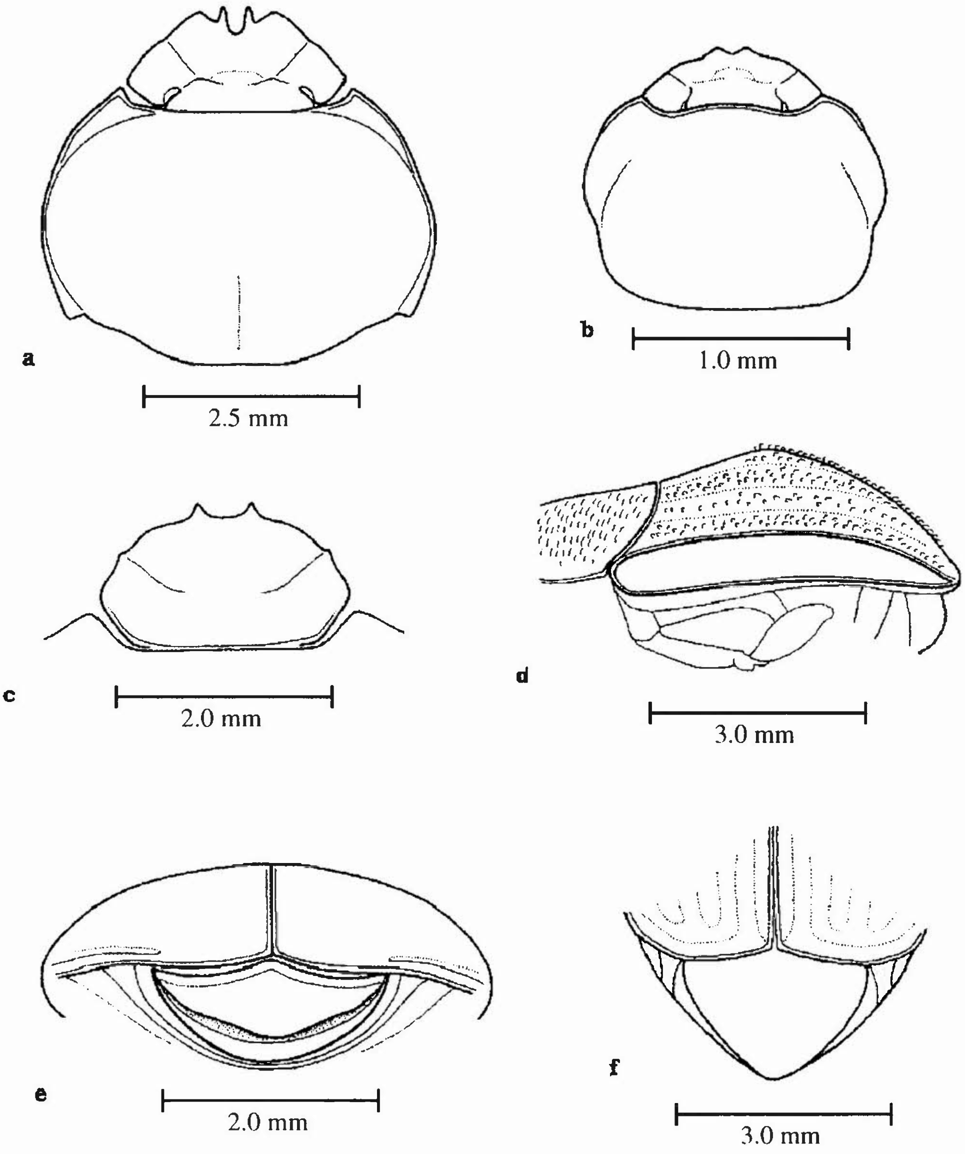
a
2.5 mm
b
1.0 mm
c
2.0 mm
d
3.0 mm
e
2.0 mm
f
3.0 mm

Figura 8. a. Cabeza y tórax de *Scatonomus* sp. **b.** Cabeza y tórax de *Ateuchus* sp. **c.** Cabeza de *Cryptocanthon* sp. (vista dorsal). **d.** Vista lateral de la epipleura y élitro de *Cryptocanthon* sp. **e.** Pigidio de *Agamopus lamprus* Bates. **f.** Pigidio de *Scybalocanthon pygidialis* Schmidt.

b. Pigidio sin surco transverso (Figura 8f) 28

28. a. Uñas dentadas (Figura 9a). Ojos grandes; amplios en vista dorsal (Figura 9b). Cuerpo pequeño y ovalado . . . . ***Canthonella***

b. Uñas no dentadas (Figura 9c) 29

29. a. Area posterior de la cabeza lisa, sin margen, o con pequeñas marcas supraoculares (visto con la cabeza un poco separada del tórax) (Figura 9d) 30

b. Area posterior de la cabeza claramente con un borde (marginada) (Figura 9e) 31

30. a. Mesoesterno amplio (Figura 9f), clípeo con cuatro dientes (Figura 9g). Especies pequeñas; menores de 6mm. Primer segmento del tarso posterior de igual tamaño que el segundo segmento. . . . . ***Pseudocanthon***

b. Mesoesterno muy corto; reducido a una pequeña placa (Figura 9h). Clípeo con dos dientes. Ojos grandes; amplios en vista dorsal (Figura 9d) y escotados en vista ventral. Primer segmento del tarso posterior claramente más corto que el segundo. Tibias anteriores con dientes laterales reducidos . . . . ***Sylvicanthon***

31. a. Elitros con quillas entre las estrías laterales y tubérculos apicales (Figura 10a). Cuerpo generalmente rugoso dorsalmente 32

b. Elitros sin quillas entre las estrías laterales, ni tubérculos apicales (Figura 10b). Cuerpo dorsalmente liso y generalmente brillante 33

32. a. Porción anterior del pronoto y élitros más ancha que la porción distal posterior; cuerpo dorsalmente rugoso y cubierto de pelos (Figura 10c) . . . . ***Anisocanthon***

b. Porción anterior del pronoto y élitros igual de ancha a la porción distal posterior. Elitros con quillas entre las estrías laterales y tubérculos apicales notorios. Tibias medias y posteriores largas y curvadas . . . . ***Deltochilum***

33. a. Base del pigidio sin quilla marcada. Tarsos medios y posteriores generalmente finos y alargados formando un bloque regular cuyos lados son paralelos o casi paralelos, primer segmento de los tarsos más corto que el segundo y con el ápice distal oblicuamente truncado (Figura 10d). Clípeo generalmente con dos dientes de forma triangular formando una V profunda en el centro (Figura 10e) . . . . ***Scybalocanthon***

b. Base del pigidio con una quilla bien marcada. Tarsos medios y posteriores claramente triangulares y aproximadamente del mismo tamaño (Figura 10f). Mesosterno reducido. Clípeo de forma variable con dos o cuatro dientes (Figura 10g) . . . . ***Canthon***

AGRADECIMIENTOS

Muchos especialistas han apoyado el trabajo taxonómico con escarabajos coprófagos en Colombia. Nuestros agradecimientos muy especiales a Bruce Gill, Henry Howden, François Génier, William Edmonds y Angel Solís. En la etapa inicial de elaboración de la clave se recibió gran ayuda de Sandra Amézquita. Agradecemos a Raúl Riveros por la ayuda en la corroboración de todos los géneros, así como a Astrid Pulido y a Freddy Molano. Edgard Palacio elaboró las ilustraciones de la clave. Se agradece especialmente a Fernando Gast y al programa de Inventarios del Instituto Alexander Von Humboldt por su apoyo para la finalización de la clave y la financiación de las ilustraciones. Los siguientes curadores nos facilitaron el acceso a sus colecciones: Germán Amat (ICN), Nancy Carrejo (MUV), Giovanny Fagua (PUJ), Fernando Fernández (IAVH), François Génier (MCN), Bruce Gill (CBG) y Angel Solís (INBio).

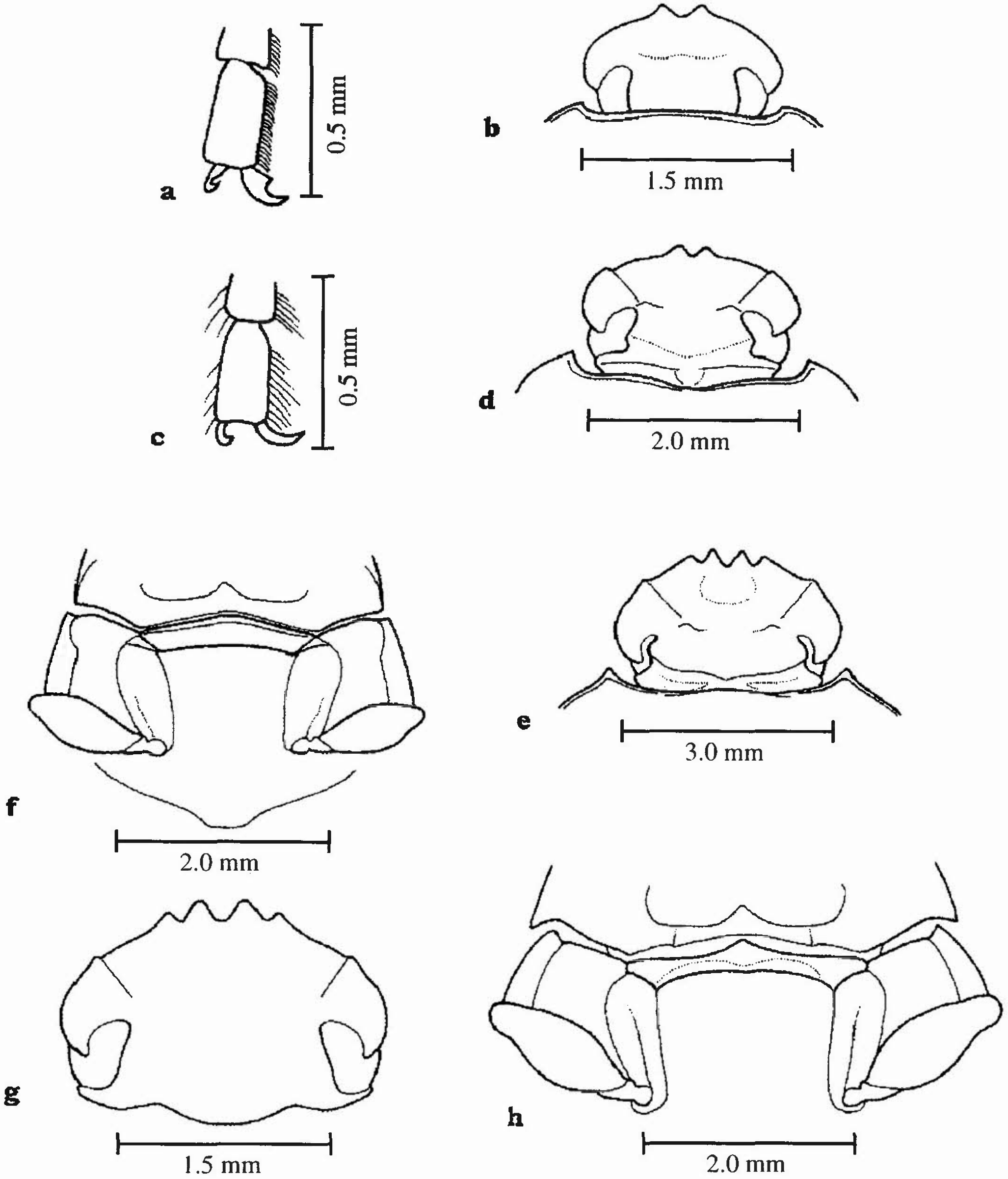
a
0.5 mm
b
1.5 mm
c
0.5 mm
d
2.0 mm
f
2.0 mm
e
3.0 mm
g
1.5 mm
h
2.0 mm

Figura 9. a. Tarsos medios de *Canthonella gomezi* Halffter & Martínez. **b.** Cabeza de *Canthonella gomezi* Halffter & Martínez. **c.** Tarsos medios de *Cryptocanthon* sp. **d.** Cabeza de *Sylvicanthon bridarollii* Martínez. **e.** Cabeza de *Canthon luteicollis* Erichson. **f.** Mesoesterno de *Pseudocanthon perplexus* Leconte. **g.** Cabeza de *Pseudocanthon perplexus* Leconte. **h.** Mesoesterno de *Sylvicanthon bridarollii* Martínez.

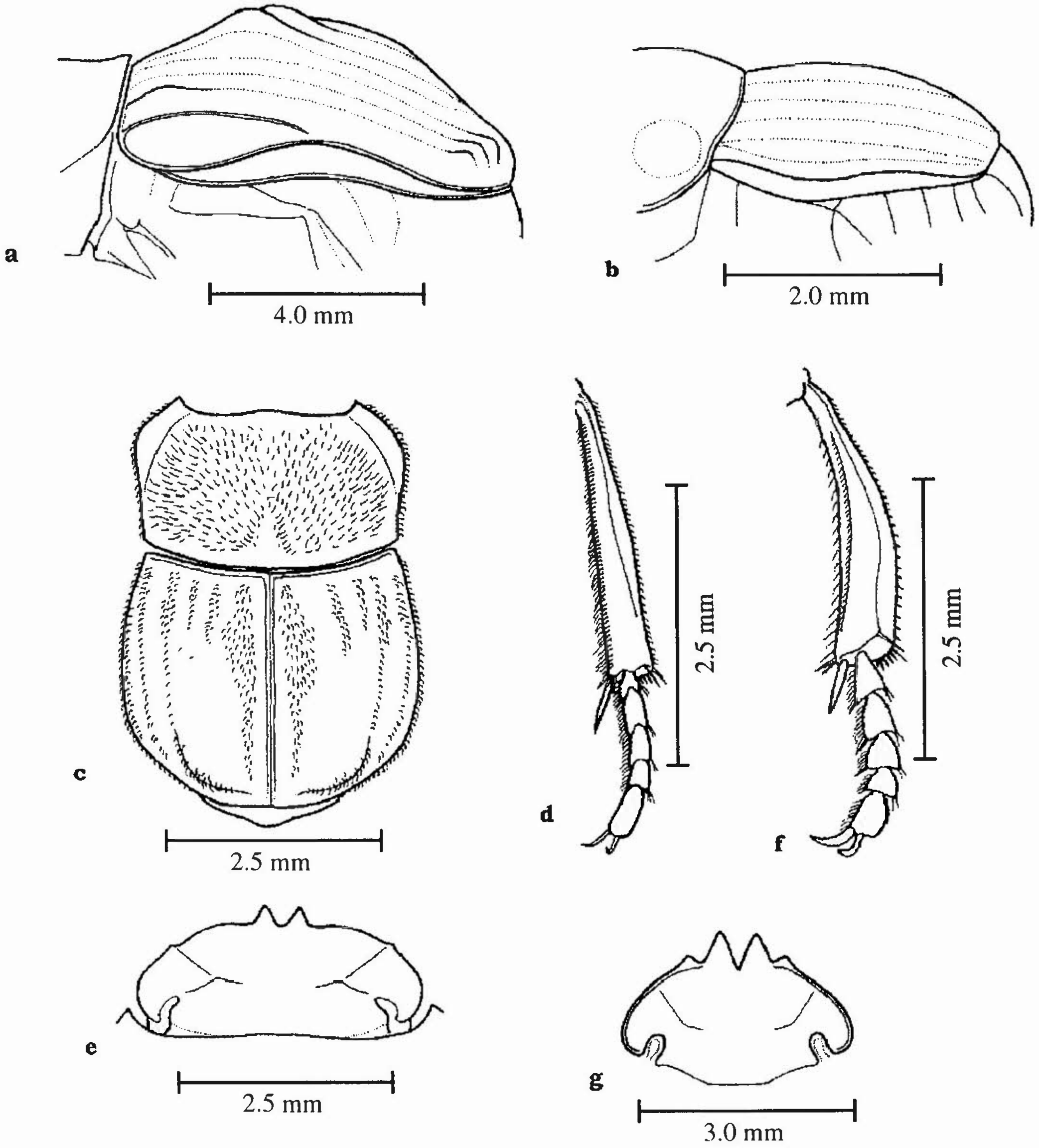

Figura 10. a. Vista lateral de epipleura y élitros de *Deltochilum gibbosum* Fabricius. **b**. Vista lateral de epipleura y élitros de *Canthon septemmaculatus* Latreille. **c**. Vista dorsal del torax y elitros de Anisocanthon sericinus Harold. **d**. Tibia y tarsos posteriores de *Scybalocanthon pygidialis* Schmidt. **e**. Cabeza de *Scybalocanthon pygidialis* Schmidt. **f**. Tibia y tarsos posteriores de *Canthon luteicollis* Erichson. **g**. Cabeza de *Canthon angustatus* Harold.

LITERATURA CITADA

Amat, G., A. Lopera & S. J. Amézquita. 1997. Patrones de distribución de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en relicto del bosque altoandino, Cordillera Oriental de Colombia. Caldasia 19: 191-204.

Amézquita, S. J., A. Forsyth, A. Lopera, A. Camacho. 1999. Comparación de la composición y riqueza de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabeidae) en remanentes de bosque de la Orinoquía Colombiana. Acta Zoológica Mexicana (n. s.) 76: 113-126.

Camacho, R. A. 1999. Usos de las cercas vivas por parte de los escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un ambiente fragmentado del piedemonte llanero, Meta Colombia. Tesis, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.

Cambefort, Y. 1991. Biogeography and evolution. Págs. 51-67 *en*: I. Hanski & Y. Cambefort (eds.) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, EEUU.

Cano, E. B. 1998. *Deltochilum valgum agropyge* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): habits and distribution. The Coleopterists' Bulletin 52:174-178.

Castellanos, M. C., Escobar, F., & Stevenson, P. R. 1999. Dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) attracted to Woolly monkey (*Lagothrix lagothricha* Humboldt) dung at Tinigua National Park, Colombia. The Coleopterists' Bulletin 53:155-159.

Escobar, F. 1994. Excrementos, coprófagos y deforestación en bosques de montaña al sur occidente de Colombia. Universidad del Valle, Cali. Biología-Entomología.

Escobar, F. 1997. Estudio de la comunidad de Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) en un remante de bosque seco al norte de Tolima, Colombia. Caldasia 19:419-430.

Escobar, F. & Medina, C. A. 1996. Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) de Colombia: estado actual de su conocimiento. Págs 93-112 *en*: M. G. Andrade-C, G. G. Amat, & F. Fernández (eds.). *Insectos de Colombia*. Academia Colombiana de Ciencias, Bogotá.

Favila, M. E. & Díaz, A. 1997. Escarabajos coprófagos y necrófagos. Págs. 383-387 *en*: E. González, R. Dirzo, & R. C. Vogt (eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. México: Universidad Nacional Autónoma de México.

Gill, B. 1990. Two new species of *Eurysternus* Dalman (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) from Venezuela with notes on the genus. The Coleopterists' Bulletin 44: 355-361.

Halffter, G. & Edmonds, W. D. 1982. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae)*. México: Instituto de Ecología.

Halffter, G., Favila, M. E., & Halffter, V. 1992. A comparative study of the estructure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. Folia Entomológica Mexicana 84:131-156.

Halffter, G. & Matthews, E. G. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). Folia Entomológica Mexicana 12: 1-312.

Hanski, I. & Cambefort, Y. 1991. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, EEUU.

Howden, H. F. & Gill, B. D. 1987. New species and records of Panamanian and Costa Rican Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). The Coleopterists' Bulletin 41: 201-224.

Howden, H. F. & Gill, B. D. 1993. Mesoamerican *Onthophagus* Latreille in the *Dicranius* and *Mirabilis* species groups (Coleoptera: Scarabaeidae). The Canadian Entomologist 125: 1091-1114.

Howden, H. F. & Young, O. P. 1981. *Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution, and habits (Coleoptera, Scarabaeidae)*. Contributions of the American Entomological Institute.

Lopera, A. 1996. Distribución y diversidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Coleoptera) en tres relictos de bosque altoandino (Cordillera Oriental, Vertiente Occidental, Colombia). Tesis, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.

MARTÍNEZ, A. & CLAVIJO, J. 1990. Notas sobre Phanaeina Venezolanos, con descripción de una nueva subespecie *de Diabroctis* (Coleoptera, Scarabaeidae, Coprini). Boletín de Entomología Venezolana 5: 147-157.

MEDINA, C. A. & KATTAN, G. 1996. Diversidad de Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) de la Reserva Natural de Escalerete. Cespedesia 21: 89-102.

MORÓN, M. A. 1984. *Escarabajos: 200 millones de años de evolución*. México: Instituto de Ecología.

QUINTERO, S. I. 1998. Composición, diversidad y preferencia de recursos alimenticios en una comunidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un bosque de selva Amazónica Leticia-Amazonas-Colombia. Tesis, Universidad Pedagógica Nacional, Bogotá.

SOLÍS, A. 1994. Los Lamelicornios de Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio, Heredia, Costa Rica.